

Approche expérimentale de l'effet immédiat d'un incendie sur le peuplement de Microarthropodes d'une lande

PAR

A. BELLIDO

Université de Rennes I — Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand
U.A. 696 C.N.R.S. — P.I.R.E.N. « Pays de Paimpont »

Synopsis: A field experiment is carried out during a spring prescribed fire in a mesic heathland. Experimental plots, filled with litter and soil, are placed in position *in situ*. Variations in mortality and migration shown by microarthropod taxa (experimentally introduced oribatid mite species and autochthonous mites and collembola) are strongly related to fluctuations in fire intensity.

Keywords: prescribed fire, heathland, microarthropod community, oribatid mites, *Carabodes willmanni*, temperatures, direct effect.

INTRODUCTION

Le rôle des incendies dans le fonctionnement et l'évolution des landes n'a pris une grande importance que depuis 50 ans environ. La transformation des pratiques culturales et l'exode rural ont entraîné un abandon massif de terres arables. Ces friches se transforment souvent en fourrés à ajonc, formations à haut risque d'incendie. Cette évolution explique pourquoi l'incendie représente à l'heure actuelle un facteur de perturbation important dans l'évolution des écosystèmes de nos régions (FORGEARD & TOUFFET 1980, CABARET 1983). Le problème des incendies a fait l'objet d'une étude concertée au sein du programme interdisciplinaire « P.I.R.E.N. Pays de Paimpont » et de l'U.A. 696 du CNRS.

On compte de nombreux travaux portant sur l'impact des incendies sur la végétation des landes, notamment WHITTAKER (1961), MALTBY (1980), GLOAGUEN & GAUTIER (1981), FORGEARD (1987) ou des formations équivalentes dans d'autres régions : garrigue méditerranéenne (TRABAUD 1979), chaparral californien (DEBANO & CONRAD 1978), fynbos sud-africain (VAN WIELGEN *et al.* 1985)). On sait d'après ces travaux que l'intensité d'un incendie et son impact

sur l'écosystème dépendent de plusieurs paramètres : conditions météorologiques, pente, biomasse combustible (liée au type de végétation), état hydrique de la végétation. Une telle disparité dans les effets des incendies, ainsi que leur caractère répétitif, contribuent à la formation d'une mosaïque de formations diversifiées qui possèdent leur dynamique propre.

Le présent travail s'intègre dans une étude pluridisciplinaire, botanique, pédologique (FORGEARD & FRENOT, *sous presse*) et zoologique, dont l'objectif est de mettre en évidence, grâce à des mises à feu contrôlées, les conséquences à court, moyen et long terme de l'action des incendies, en prenant en compte l'hétérogénéité spatiale à moyenne échelle (différents types de lande) et la saison de mise à feu (incendies de printemps et d'été, qui sont les plus fréquents dans les landes).

Outre cette hétérogénéité à moyenne échelle, l'origine de la grande complexité observée dans l'effet des incendies réside dans une forte hétérogénéité à très faible échelle (de l'ordre du centimètre), qui résulte de nombreux facteurs tels que la microtopographie, l'accumulation de litière, la proximité de touffes de graminées. Cette hétérogénéité joue un double rôle :

— elle intervient dans la distribution de la faune : on sait que la diversité des peuplements de microarthropodes est liée à la richesse en microhabitats (ANDERSON & HALL 1977).

— elle peut modifier localement la progression du front de flamme et l'intensité calorifique, et par là l'importance de l'impact sur le peuplement.

L'essentiel de nos connaissances concernant l'action du feu sur les peuplements de microarthropodes proviennent de travaux réalisés en milieu forestier (BUFFINGTON 1967, HUHTA *et al.* 1967, METZ & FARRIER 1973, AHLGREN 1974, REED & PASSINGHAM 1977, ATHIAS-BINCHE 1984) ou en savane (ATHIAS *et al.* 1975, GILLON 1983). L'impact sur la faune est évalué sur le peuplement autochtone, et les conditions initiales ne sont en général pas connues.

D'autres travaux concernent les processus de recolonisation à moyen et long terme par les microarthropodes : acariens uropodes en forêt méditerranéenne (ATHIAS-BINCHE 1984) ; acariens oribatesés en lande (BELLIDO 1983).

L'approche expérimentale en conditions contrôlées apporte des informations précises sur les paramètres de l'incendie (conditions thermiques notamment) et permet de quantifier son impact immédiat, puis à terme, sur le sol, la végétation et la faune. Une telle approche, appliquée au peuplement de microarthropodes a été réalisée notamment par HUHTA *et al.* (1967) en forêt, DE IZARRA (1977) en zone pampéenne, VANNIER (1978) au laboratoire sur une litière de forêt.

Le présent travail est une expérimentation en conditions semi-naturelles destinée à mettre en évidence les effets immédiats du passage du feu sur le peuplement de microarthropodes de la litière. Le protocole expérimental répond à trois préoccupations :

- réduire la composante de l'hétérogénéité locale liée à la litière en utilisant un substrat préalablement homogénéisé et contrôler l'épaisseur de litière ;
- contrôler les effectifs en introduisant un nombre d'individus d'une espèce

absente du biotope ; les taxons de microarthropodes autochtones sont également pris en compte ;

— évaluer localement l'intensité calorique en mesurant les températures atteintes lors du passage du feu à différents niveaux de la litière.

Ce protocole doit permettre de répondre aux questions suivantes :

- 1) peut-on relier la diminution des effectifs de microarthropodes à la température du substrat ?
- 2) quel est l'effet de l'épaisseur de la litière sur l'impact du feu ?
- 3) observe-t-on un déplacement vertical des individus survivants après le passage du feu ?
- 4) les résultats concernant ces trois points diffèrent-ils suivant les taxons (introduit ou autochtones) ?

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A) Localisation de la station expérimentale et protocole de l'incendie contrôlé.

1. Station.

La station, décrite par FORGEARD (1987) est une lande mésophile située en bordure du massif forestier de Paimpont (Ille-et-Vilaine, France). Le choix des parcelles expérimentales a été guidé par des critères botaniques. La taille des parcelles est dictée par les exigences des différentes disciplines.

La végétation ne dépasse pas 50 cm de hauteur ; elle est dominée par *Erica ciliaris*, *Ulex minor* et *Molinia coerulea* en mélange et présente une structure compacte. La litière est stratifiée : elle comporte une couche à faible compacité de 15 cm d'épaisseur surmontant une couche de litière dense de 2 à 5 cm d'épaisseur.

2. Incendie contrôlé.

La surface de la parcelle d'essai est de 1600 m². L'incendie a eu lieu le 6 mai 1985. Les mesures effectuées correspondent à des variables climatiques et à des variables caractéristiques de l'incendie (FORGEARD et FRENOT, sous presse).

a) Variables climatiques au moment de la mise à feu :

- vitesse du vent : 1,7 m/s
- température de l'air (à 1 m) : 14,5° C
du sol (à — 5 cm) : 9,5° C
- humidité de l'air : 45 % H. R.
de la litière : 69 %
du sol : 39 %

L'expérience se déroule donc en conditions « printanières », tant du point de vue climatique que de l'état hydrique de la litière.

b) Variables caractérisant l'incendie :

- hauteur de flamme : 5-6 m maximum

— température pendant l'incendie :

- 50 cm : 650-700 °C
- 25 cm : 760 °C (maximum)
- 5 cm : 200-600 °C (litière)
- 0 cm : 50-500 °C (contact litière-sol)

— 2,5 cm : 40 °C (température maximum moyenne)

Les températures sont mesurées à l'aide de thermocouples et de vernis thermosensibles (WHITTAKER 1961, DAUBENMIRE 1968, TRABAUD 1979). La parcelle témoin (non incendiée) est située au voisinage immédiat de la parcelle incendiée et présente les mêmes caractéristiques pédologiques et floristiques (FORGEARD et FRENOT, sous presse).

B) Expérimentation sur les microarthropodes.

1. Principe.

On teste l'influence conjointe de l'intensité de l'incendie et de l'épaisseur de la litière sur des microarthropodes du peuplement en place (taxons autochtones) et sur un acarien oribate d'une autre espèce (taxon introduit) en cellules expérimentales placées *in situ* avant l'incendie.

2. Dispositif expérimental.

• Cellules d'essai.

Les cellules expérimentales sont constituées de pots de terre réfractaire (grand diam. = 73 mm, petit diam. = 50 mm, hauteur = 75 mm). La terre réfractaire a été choisie pour résister sans déformation aux très hautes températures. Chaque cellule est divisée en trois niveaux de 25 mm de hauteur (n1, n2, n3) séparés par une toile métallique de 2 mm de vide de maille. Le niveau superficiel (n1) contient de la litière, le niveau intermédiaire (n2) de la litière ou du sol selon la modalité (1/3 ou 2/3 de litière) et le niveau inférieur (n3) contient du sol. La litière et le sol proviennent de la parcelle à incendier. Ils sont préalablement homogénéisés et le sol tamisé à 2 mm avant utilisation, de façon à faire disparaître une source d'hétérogénéité locale (cf. Introduction). Ce traitement a également pour effet de réduire la variabilité entre essais des effectifs de microarthropodes autochtones.

• Mesures de températures.

La température dans chaque cellule est mesurée à l'aide d'une gamme de vernis thermosensibles (de 38 à 500 °C) appliqués en bandes contiguës sur la paroi interne. Cette technique ne permet pas une mesure directe de la température à une profondeur donnée mais seulement une estimation *a posteriori* de celle-ci par interpolation entre les points de fusion des vernis.

3. Plan d'expérience (Fig. 1).

Les différents essais sont répartis initialement en quatre lots, de façon à tester deux facteurs croisés :

1 - facteur « incendie » :

- parcelle incendiée (essais n° E1 à E6)
- parcelle témoin (essais n° E7 à E12)

2 - facteur « épaisseur de la litière » :

- litière « épaisse » : 2/3 litière (n1, n2) — 1/3 sol (n3) (E1-3 et E7-9)
- litière « mince » : 1/3 litière (n1) — 2/3 sol (n2, n3) (E4-6 et E10-12)

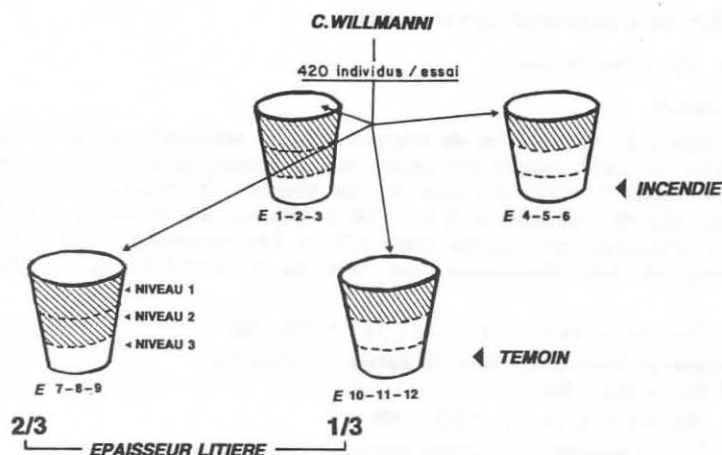


FIG. 1. — Schéma du plan expérimental destiné à tester les effets de deux facteurs : incendie et épaisseur de litière (en hachuré : couche de litière) sur les effectifs du taxon introduit : *Carabodes willmanni*.

4. Peuplement étudié.

• Taxon introduit.

L'espèce choisie est un acarien oribate, *Carabodes willmanni* Bernini 1975 : cette espèce est absente de la lande mésophile, mais elle est par ailleurs très abondante dans les formations pionnières de la lande (BELLIDO 1979). Les individus introduits proviennent d'une pelouse à *Cladonia* distante de quelques kilomètres. On dispose donc d'un « marqueur » permettant de quantifier de façon précise les fluctuations numériques des microarthropodes sous l'action du feu. On introduit dans chaque cellule un lot de 420 individus adultes. On les conserve ensuite quelques jours au laboratoire afin de s'assurer de l'absence de fuites.

• Peuplement en place : taxons autochtones.

Nous avons également pris en compte, après le passage du feu, le peuplement autochtone, présent initialement dans le substrat utilisé : seuls les groupes les mieux représentés numériquement sont traités ici et dénombrés globalement : acariens oribates, autres acariens, collemboles. Le groupe « autres acariens » est composé initialement de 71 % de Gamasina, 26 % d'Actinedida et de 3 % d'Acaridida. Le peuplement de collemboles est constitué en majorité d'Isotomides. Le reste de la faune est constitué en majeure partie de Diptères, Chilopodes (Géophiles) et de Coléoptères. Ces derniers groupes ne seront pas pris en compte dans les résultats en raison des faibles effectifs et de l'inadéquation de la méthode d'extraction.

• Mise en place — extraction de la faune.

Les cellules sont mises en place une semaine avant la mise à feu. Elles sont enfoncées dans le sol, la partie supérieure affleurant à la surface de la litière dense (niveau + 5 cm), et recouvertes par la végétation. Une série de 6 essais (incendiés ou témoins) est groupée sur 0,1 m² environ. La récupération s'effectue 2 h après l'incendie. Les différents niveaux sont séparés et la faune extraite au Tullgren (une semaine avec chauffage progressif de 25 à 30 °C).

C) Méthodes de traitement des données.

1. Correction des effectifs bruts.

• Taxon introduit.

Dans les calculs de mortalité et de migration, il est nécessaire de faire intervenir un facteur correctif qui tient compte des pertes sur le terrain et au cours de l'extraction. Ce facteur est calculé à partir des effectifs des témoins. On récupère 350 individus en moyenne (intervalle de confiance à 95 % : 300 à 398) sur 420 individus introduits, soit un taux de récupération (R) compris entre 0,71 et 0,95 (moyenne : 0,83). On introduit ce facteur correctif dans l'estimation des taux de mortalité et de migration après incendie :

$$\text{Mortalité (Mo \%)} = (420 - C_{<1+2+3>}) * 100 / 420$$

on peut exprimer le résultat en taux de survie à l'incendie :

$$\text{Survie (S \%)} = 100 - \text{Mo}$$

$$\text{Migration (Mi \%)} = C_{<2+3>} * 100 / 420$$

avec : $I_{<1+2+3>}$: effectif brut après incendie des 3 niveaux confondus

$$C_{<1+2+3>} = I_{<1+2+3>} / R : \text{effectif corrigé du taux de récupération}$$

$$C_{<2+3>} = I_{<2+3>} / R : \text{idem pour les niveaux 2 + 3 confondus.}$$

• Taxons autochtones.

L'estimation des taux de mortalité et de migration est plus délicate dans ce cas, car on ne dispose pas des effectifs initiaux réels, mais seulement des effectifs des témoins.

Les écarts entre lots témoins et incendiés sont rapportés à la moyenne des témoins, séparément pour chaque épaisseur de litière (pour tenir compte d'éventuels déplacements verticaux). On calcule pour chaque essai un taux de mortalité et de migration :

$$\text{Mortalité (Mo \%)} = (T_{<1+2+3>} - I_{<1+2+3>}) * 100 / T1$$

$$\text{Migration (Mi \%)} = (I2 - T2) * 100 / T1$$

avec : $T_{<1+2+3>}$: témoin (trois niveaux groupés)

$I_{<1+2+3>}$: incendié (trois niveaux groupés)

T1, T2 : témoins des niveaux 1 et 2

I2 : essai incendié niveau 2

(seule la migration entre les niveaux 1 et 2 est prise en compte)

2. Tests statistiques.

Corrélation : Le test non paramétrique de Spearman (SIEGEL 1956) est appliqué aux corrélations entre effectifs et températures, étant donné la faible taille des échantillons.

Analyse de variance : cette méthode nécessite une transformation préalable des variables « dénombrement » : les transformations normalisatrices sont la fonction $(X/10)^2$ et la fonction $\log(x+1)$ respectivement pour les effectifs introduits et autochtones. Afin de tester les effets de facteurs croisés avec des modèles déséquilibrés (nombre d'essais inégaux pour chaque modalité élémentaire) nous avons utilisé le programme « ANVAR » du logiciel AMANCE (BACHACOU *et al.*, 1981).

II. — RÉSULTATS

A) Profils thermiques.

1. Distribution verticale des températures.

On constate une grande hétérogénéité entre les différents essais incendiés, au niveau du gradient thermique en profondeur. La température de surface

varie de moins de 38°C (essai n° 6, non représenté sur la Fig. 2, les températures ayant été inférieures à cette valeur minimum de la gamme de vernis) à plus de 250°C (essai n° 3). Au-delà de 15 mm on n'observe plus aucun effet perceptible. On peut répartir les essais en trois classes d'intensité du feu en tenant compte de la température atteinte à — 5 mm :

- supérieure à 100°C : intensité forte (E2, E3, E5)
- entre 50 et 100°C : intensité moyenne (E1, E4)
- inférieure à 50°C : intensité faible (E6)

D'après la distribution des essais dans les trois classes, l'épaisseur de litière ne semble pas intervenir de manière prépondérante : ainsi la modalité « 1/3 litière » est représentée dans chaque classe d'intensité (E4, E5, E6).

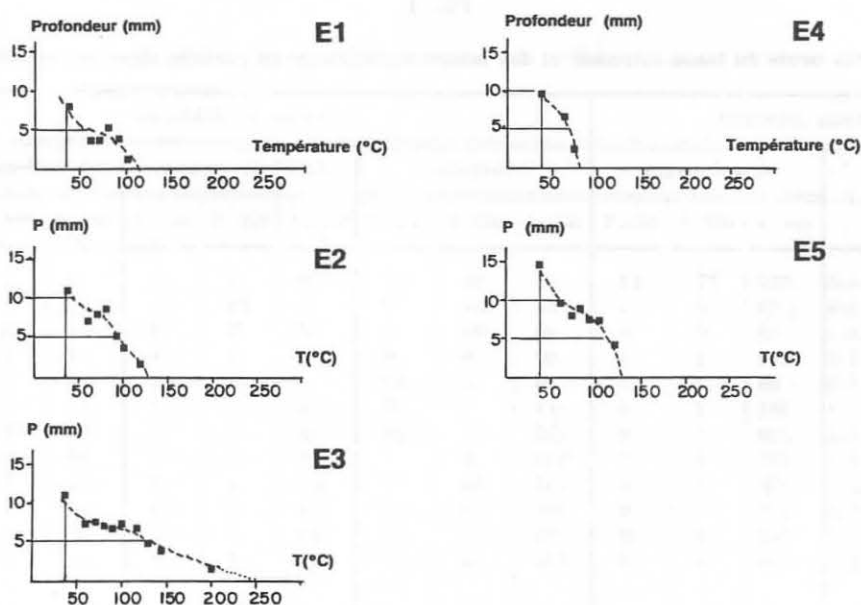


FIG. 2. — Profils thermiques des essais incendiés. Températures ($^{\circ}\text{C}$) estimées en fonction de la profondeur (en mm).

2. Comparaison avec l'ensemble de la parcelle.

Les températures maxima enregistrées sur l'ensemble de la parcelle montrent une très forte hétérogénéité. Toutefois les valeurs obtenues dans les cellules expérimentales sont nettement inférieures : les températures de surface varient de 200 à 600°C pour l'ensemble de la parcelle, contre moins de 38 à 250°C pour les essais. De même dans le sol les températures varient de 50 à 500°C , alors qu'elles n'ont pas excédé 38°C dans les essais.

On peut attribuer cette faible intensité à la modification de l'environnement

immédiat induite par l'introduction des cellules dans le sol et/ou à un effet protecteur des parois des cellules.

Bien que l'on ne puisse extrapoler les températures observées dans les essais à l'ensemble de la parcelle, celles-ci correspondent néanmoins aux conditions réelles subies par les microarthropodes au cours de l'expérience.

B) Impact global de l'incendie sur les effectifs (Tab. I).

1. Taxon introduit.

L'effet global de l'incendie sur les effectifs introduits de *C. willmanni* apparaît nettement (Fig. 3) : on relève toutefois une grande variabilité entre les essais incendiés, les effectifs variant de 29 à 361, soit un taux de mortalité de 0 à 92 %.

TAB. I

Effectifs bruts du taxon introduit et des taxons autochtones en parcelle incendiée et témoin

Essai trait. lit.	Taxon introduit			Taxons autochtones								
	C. willmanni			Oribates			Acariens (autres)			Collemboles		
	niv. 1	niv. 2	niv. 3	niv. 1	niv. 2	niv. 3	niv. 1	niv. 2	niv. 3	niv. 1	niv. 2	niv. 3
E1 incend. 2/3	237	17	14	41	29	4	16	5	3	3	1	3
E2 incend. 2/3	29	0	0	56	34	0	9	10	9	12	2	4
E3 incend. 2/3	53	6	0	40	23	4	2	5	3	1	3	0
E4 incend. 1/3	259	4	0	99	6	6	24	1	1	19	0	1
E5 incend. 1/3	56	1	2	44	7	13	5	0	2	4	2	3
E6 incend. 1/3	361	2	0	114	3	3	22	0	0	23	0	1
E7 témoin 2/3	320	0	0	155	11	32	28	1	5	53	0	1
E8 témoin 2/3	387	0	0	230	6	7	32	1	1	80	0	1
E9 témoin 2/3	370	0	0	231	30	8	35	4	2	37	4	1
E10 témoin 1/3	325	1	0	189	20	14	25	1	0	10	1	1
E11 témoin 1/3	286	0	0	128	6	7	22	4	1	56	6	1
E12 témoin 1/3	409	0	0	240	9	9	54	2	0	50	0	0
TOTAL :												
Incend. 2/3...	319	23	14	137	86	8	27	20	15	16	6	7
Incend. 1/3...	676	7	2	257	16	22	51	1	3	46	2	5
Témoin 2/3...	1 077	0	0	616	47	47	95	8	8	170	4	3
Témoin 1/3 ..	1 020	1	0	557	35	30	101	7	1	116	7	2

2. Taxons autochtones.

La chute des effectifs par rapport aux témoins est comprise entre 60 et 78 % selon les groupes considérés. La structure globale du peuplement n'est donc pas modifiée après incendie (Fig. 4) : ainsi les oribates représentent de 70 à 72 % du peuplement témoin, contre 73 à 76 % après incendie. Les collemboles apparaissent un peu plus sensibles.

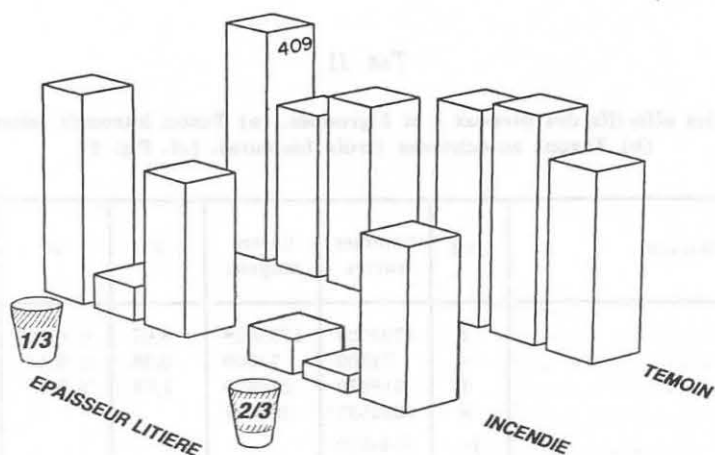


FIG. 3. — Effectifs du taxon introduit (trois niveaux confondus) dans les douze essais (trois répétitions par modalité) (l'effectif maximum est figuré).

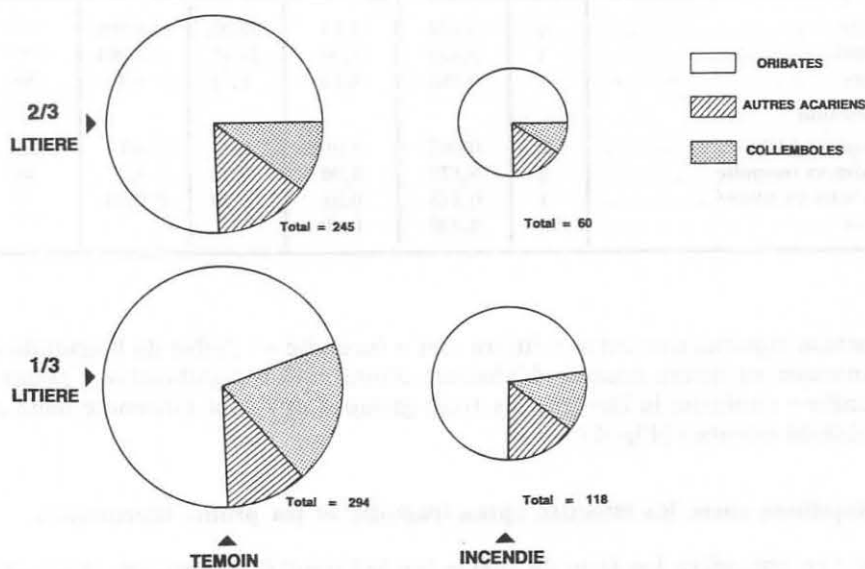


FIG. 4. — Effectifs globaux et abondances relatives comparées des principaux taxons autochtones dans les différents essais (effectifs du niveau 1).

3. Test des effets des facteurs « incendie » et « épaisseur litière » sur les effectifs des taxons introduit et autochtones.

L'analyse de variance à deux facteurs sur les effectifs introduits fait apparaître un effet très significatif de l'incendie (Tab. II a) mais pas d'effet « litière » décelable. L'analyse à trois facteurs sur les taxons autochtones (Tab. II b) révèle, outre un effet « taxon » évident et l'effet « incendie » principal, une

TAB. II

ANOVA sur les effectifs des niveaux 1 et 2 groupés. (a) Taxon introduit (deux facteurs)
(b) Taxons autochtones (trois facteurs). (cf. Fig. 5)

(a)	Source	DDL	Sommes carrés	Carrés moyens	F	P	Signif. (F 0,05 × 5,32)
	Incendie.....	1	1793028	1793028	8,67	< 0,025	*
	Litière.....	1	74509	74509	0,36	> 0,1	NS
	Interaction.....	1	218670	218670	1,06	> 0,1	NS
	Erreur.....	8	1654535	206817			
	TOTAL.....	11	3740742				

(b)	Source	DDL	Sommes carrés	Carrés moyens	F	P	Signif.
	Taxons.....	2	5,226	2,61	27,03	< 0,001	***
	Incendie.....	1	3,332	3,33	34,47	< 0,001	***
	Litière.....	1	0,168	0,17	1,74	> 0,1	NS
	Interaction :						
	Taxon vs litière.....	2	0,007	0,00	0,04	> 0,1	NS
	Taxon vs incendie.....	2	0,178	0,09	0,92	> 0,1	NS
	Incendie vs litière.....	1	0,515	0,51	5,33	< 0,05	*
	Erreur.....	24	2,320	0,10			

interaction significative entre « litière » et « incendie » : l'effet de l'incendie est plus marqué en litière épaisse. L'absence d'interaction significative « taxon » - « incendie » confirme le fait que les trois groupes ont subi l'incendie dans des proportions voisines (Fig. 5).

C) Relations entre les effectifs après incendie et les profils thermiques.

Si l'on considère les taux de survie (en %) pour *C. willmanni*, et les effectifs pour les autres groupes, on observe dans les deux cas une relation inverse avec la température atteinte à différents niveaux entre la surface et — 10 mm (Fig. 6). La corrélation négative diminue (en valeur absolue) avec la profondeur : elle n'est significative que pour les températures de surface.

Malgré le faible nombre d'essais ($n = 6$), cette relation indique que la température atteinte dans les cinq premiers millimètres de litière peut expliquer une part importante des variations d'abondances observées entre les différents essais incendiés. La relation effectifs/températures n'est apparemment pas linéaire : il semble exister une discontinuité pour une température de 100° C en surface ou 75° C à — 5 mm.

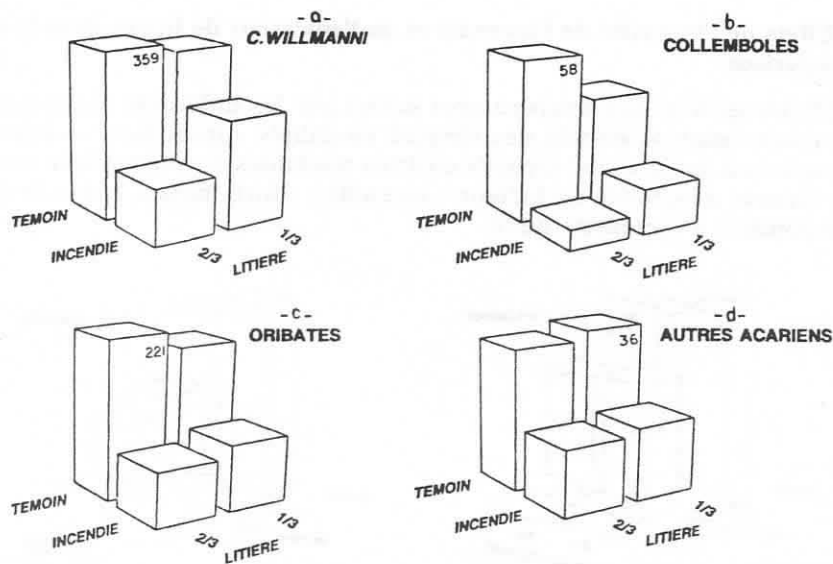


FIG. 5. — Comparaison des quatre modalités élémentaires du croisement des deux facteurs « incendie » et « litière » pour (a) le taxon introduit (*C. willmanni*) et (b) les taxons autochtones — Effectifs (moyenne de trois essais) : l'effectif maximum de chaque taxon est figuré — Niveaux 1 et 2 regroupés.

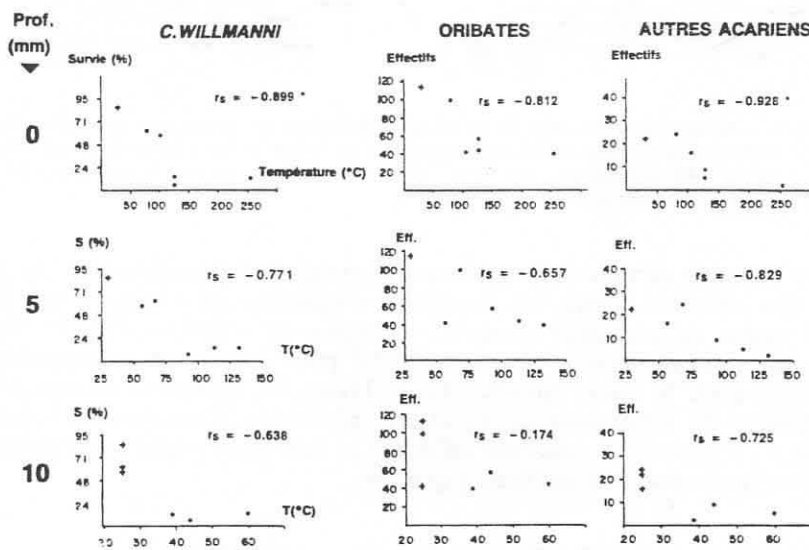


FIG. 6. — Relations entre le taux de survie (pour le taxon introduit) ou les effectifs pour les taxons autochtones) et les températures atteintes à différentes profondeurs dans la litière.

D) Effets de l'intensité de l'incendie et de l'épaisseur de litière dans le niveau supérieur.

L'hétérogénéité des températures subies par les différents essais nécessite de pousser l'analyse au-delà des simples modalités « incendie » - « témoin » : les essais sont maintenant répartis en trois modalités correspondant aux différents niveaux d'intensité du facteur « incendie » : fort, moyen, faible, le témoin correspondant à l'intensité nulle.

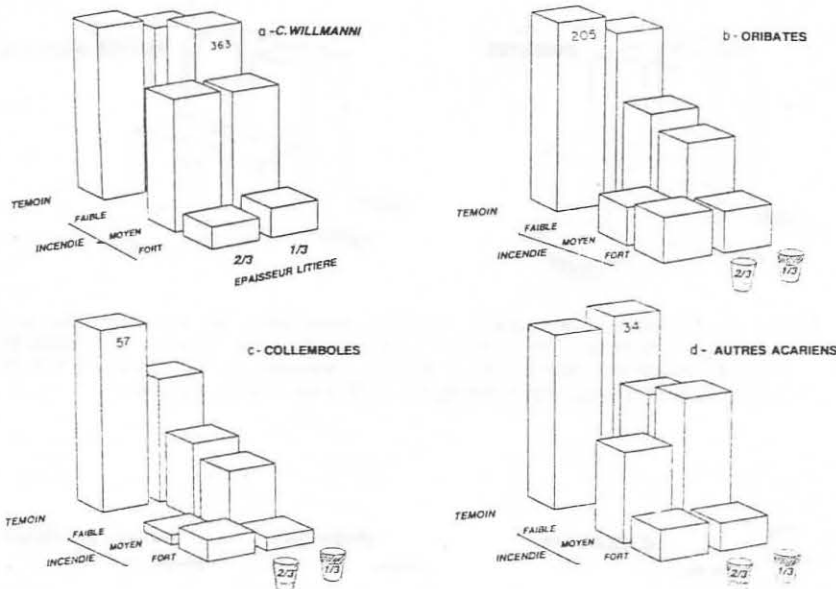


FIG. 7. — Comparaison des effectifs du niveau I (moyenne par essai) pour les quatre classes d'intensité thermique et les deux épaisseurs de litière — (a) : taxon introduit (effectif initial : 420 individus) — (b) à (d) : taxons autochtones. (Nota : la modalité « faible » / « 2/3 » n'existe pas).

On constate dans tous les cas (taxon introduit et autochtones) une décroissance des effectifs depuis les modalités « témoin » et « faible » qui sont du même ordre de grandeur jusqu'à « moyen » et « fort » (Fig. 7). Cet effet « incendie » est nettement plus significatif pour les taxons autochtones (Tab. III b) que pour le taxon introduit (Tab. III a). On n'observe aucune influence significative de l'épaisseur de la litière. L'absence d'interaction significative « taxon » - « incendie » confirme en outre le fait que l'impact de l'incendie est du même ordre pour les différents groupes.

E) Distribution des effectifs dans les niveaux inférieurs.

1. Taxon introduit.

La distribution verticale des individus dans les deux niveaux inférieurs sépare très nettement les modalités « témoin » et « incendie » (toutes inten-

TAB. III

ANOVA (modèle non orthogonal) — Facteur « incendie » à 4 niveaux — (a) Taxon introduit (effectifs totaux) — (b) Taxons autochtones (effectifs du niveau 1) (cf. Fig. 7)

(a)	Source	DDL	Sommes carrés	Carrés moyens	F	P	Signif.
	Incendie.....	3	3150093	1050031	10,336	< 0,025	*
	Litière.....	1	11230	11230	0,111	> 0,1	NS
	Interaction.....	2	8184	4092	0,040	> 0,1	NS
	Erreur.....	5	507956	101591			
	TOTAL.....	11	3740741				

(b)	Source	DDL	Sommes carrés	Carrés moyens	F	P	Signif.
	Taxons.....	2	4,691	2,346	40,080	< 0,001	***
	Incendie.....	3	3,561	1,187	20,283	< 0,001	***
	Litière.....	1	0,004	0,004	0,068	> 0,1	NS
	Interaction :						
	Taxon vs litière.....	2	0,003	0,002	0,026	> 0,1	NS
	Taxon vs incendie.....	6	0,260	0,043	0,740	> 0,1	NS
	Incendie vs litière.....	2	0,297	0,149	2,540	> 0,05	NS
	Erreur.....	19	1,112	0,059			
	TOTAL.....	35	10,038				

sités regroupées en raison des faibles effectifs) (Fig. 8). Les effectifs sont significativement plus élevés dans les niveaux 2 et 3 confondus pour les essais incendiés (Tab. IV), quelle que soit la nature du substrat du niveau 2 (sol ou litière).

TAB. IV

Taxon introduit — ANOVA à deux facteurs (« litière » et « incendie ») sur les effectifs des niveaux 2 et 3 cumulés (cf. Fig. 8)

Source	DDL	Sommes carrés	Carrés moyens	F	P	Signif. (F 0,05 = 5,32)
Incendie....	1	1,22	1,22	7,98	< 0,025	*
Litière.....	1	0,01	0,01	0,04	> 0,1	NS
Interaction..	1	0,06	0,06	0,42	> 0,1	NS
Erreur.....	8	1,22	0,15			
Total ..	11	2,51				

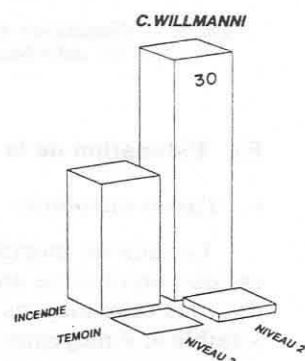


FIG. 8. — Répartition des effectifs du taxon introduit présents dans les niveaux 2 et 3 des essais incendiés et témoins (les deux modalités d'épaisseur de litière sont regroupées).

2. Taxons autochtones.

L'analyse de variance effectuée sur les effectifs du niveau 2 montre une interaction « intensité incendie » - « litière » significative (Tab. V) : les effectifs des lots incendiés sont nettement plus élevés que les témoins dans le cas où le niveau 2 est constitué de litière, alors qu'ils ne diffèrent pas significativement dans l'autre cas. Le résultat est moins net pour les collemboles (Fig. 9 c).

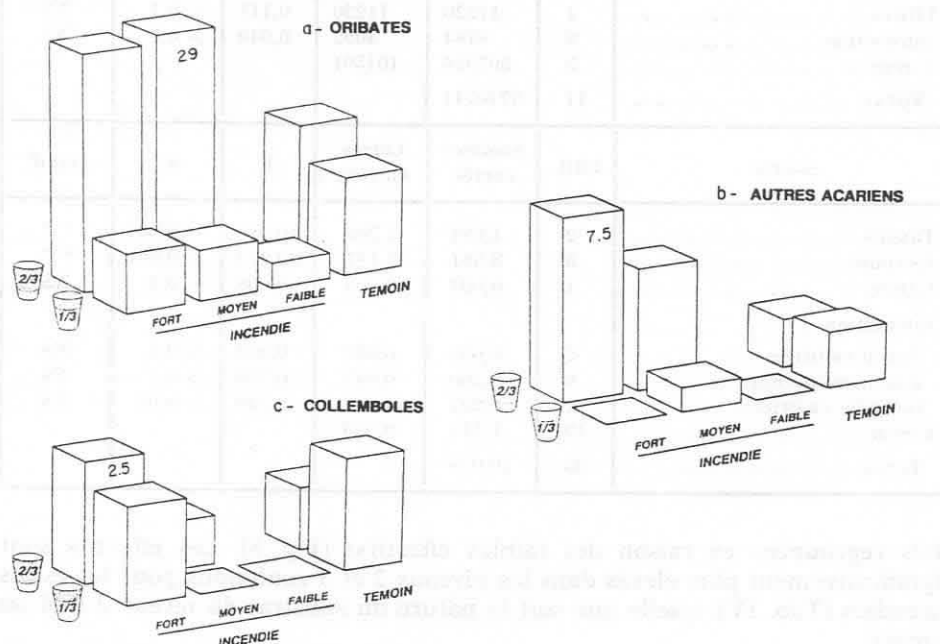


Fig. 9. — Comparaison des effectifs (moyenne par essai) dans le niveau 2 des taxons autochtones pour les différentes classes d'intensité du feu et d'épaisseur de litière.

F) Estimation de la mortalité et de la migration.

1. Taxon introduit.

Le taux de mortalité (cf. parag. C 1) est compris entre 0 et 92 % selon les essais : on observe une relation croissante très nette avec l'intensité de l'incendie : les taux moyens sont de 0, 24 et 86 %, respectivement pour les modalités « faible », « moyenne » et « forte » (Tab. VI).

Les taux de migration (cf. parag. C 1) sont faibles (0 à 2 % des effectifs initiaux) quelle que soit l'intensité.

2. Taxons autochtones.

Bien que les résultats obtenus ne présentent qu'une valeur indicative en

TAB. V

Taxons autochtones — ANOVA (modèle non orthogonal) à trois facteurs
sur les effectifs du niveau 2 (cf. Fig. 9)

Source	DDL	Sommes carrés	Carrés moyens	a F	P	Signif.
Taxons.....	2	4,314	2,157	29,100	< 0,001	***
Incendie.....	3	0,451	0,150	2,027	> 0,1	NS
Litière.....	1	0,296	0,296	3,991	> 0,05	NS
Interaction :						
Taxon vs lit.....	2	0,167	0,08g	1,126	> 0,1	NS
Taxon vs inc.....	6	0,090	0,015	0,202	> 0,1	NS
Inc. vs lit.....	2	0,564	0,282	3,803	< 0,05	*
Erreur.....	19	1,409	0,074			
Total.....	35	7,662				

TAB. VI

Taux de mortalité et de migration (en %) pour les taxons introduits et autochtones
dans les différents essais incendiés

	TAXON INTRODUIT	TAXONS AUTOCHTONES			
	C. will- manni	Oribates (autres)	Acariens (autres)	Collembolés	Moyenne
MORTALITÉ %					
moyenne par intensité :					
n = 1 faible.....	0	47	43	48	46
n = 2 moyenne.....	24	66	35	76	59
n = 3 forte.....	86	77	65	86	76
moyenne par essai :	51	68	51	76	65
MIGRATION 1-2 (%)					
moyenne par intensité :					
faible.....	1	- 5	- 7	- 6	- 6
moyenne.....	5	2	3	- 3	1
forte.....	1	3	9	1	4
moyenne par traitement :					
2/3.....	3	6	15	1	7
1/3.....	1	- 3	- 6	- 4	- 4
moyenne globale :	2	1	4	- 2	1

raison de la grande variabilité des effectifs témoins, ils montrent cependant une relative cohérence pour l'ensemble des taxons autochtones.

— Mortalité :

Le taux de mortalité (cf. parag. C 1) est compris entre 43 et 48 % pour l'intensité « faible », 35 et 76 % pour l'intensité « moyenne », 65 et 86 % pour l'intensité « forte ». Les collemboles sont plus touchés (76 % en moyenne) que les oribates (68 %), les autres acariens étant les moins affectés (51 %).

— Migration :

Les résultats concernant les déplacements estimés d'une couche à l'autre confirment l'existence (décelée également avec le taxon introduit) d'une migration vers les couches inférieures d'une faible fraction des effectifs (6 % des oribates, 15 % des autres acariens et 1 % des collemboles) : le phénomène de migration descendante ne s'observe que pour une forte intensité et dans le cas où le niveau intermédiaire est constitué de litière (modalité « 2/3 »), ce qui confirme les résultats obtenus sur les effectifs bruts (parag. E 2). On enregistre au contraire un déplacement ascendant dans les autres cas (Tab. VI), sans qu'on puisse toutefois l'interpréter.

III. — DISCUSSION

A) Diminution des effectifs et températures.

La grande disparité des situations décrites dans la littérature (formation végétale, conditions hydriques...) rend les comparaisons difficiles. Ainsi HUHTA *et al.* (1967) sur un feu de litière en sous-bois de conifères, et pour une température de 75° C dans l'humus, constatent que les collemboles sont les plus touchés (94 % des effectifs détruits), suivis des oribates (89 %) et des autres acariens (72 %), ce qui est en accord avec nos propres résultats concernant la mortalité.

VANNIER (1978) enregistre au laboratoire, sur une litière et un sol de forêt de feuillus, une température de 480° C dans la litière et seulement 45° C à la surface du sol minéral. La mésofaune édaphique est peu affectée par le passage du feu : la mortalité la plus élevée s'observe chez les acariens Gamasida (18 %) et les collemboles Sminthuridae (32 %). De plus, l'auteur constate chez ces derniers un impact différent suivant les classes d'âge et le sexe : les effectifs des jeunes stades et des femelles sont les plus touchés. Nos résultats font apparaître une mortalité globalement plus élevée : cet écart vient peut-être du fait que la majeure partie du peuplement de microarthropodes des landes vit dans la litière : de ce fait ils subissent directement l'impact de l'incendie.

La mortalité est liée à la température par une relation non linéaire : il semble exister un seuil thermique (entre 100 et 120° C en surface) au-delà duquel on observe une chute significative des effectifs : il ne faut pas en conclure que tous les individus présents dans le niveau supérieur ont été réellement exposés à ces températures, dans la mesure où l'impact du feu est presque nul au-delà de — 15 mm et où l'on ne connaît pas la microdistribution

verticale des effectifs. Les résultats concordent entre l'espèce introduite et les taxons (plurispécifiques) autochtones. Il reste toutefois à analyser ces derniers au niveau spécifique pour vérifier si les différentes espèces réagissent de la même manière.

B) Épaisseur de la litière et impact du feu.

Le faible rôle joué par l'épaisseur de litière dans l'intensité du feu peut surprendre. Il faut rappeler qu'il s'agit ici d'un incendie de printemps, au cours duquel la teneur en eau élevée du substrat n'entraîne qu'une combustion superficielle de la litière. La même étude effectuée sur un incendie intense (tels qu'ils se produisent en général en fin d'été) permettra d'expérimenter sur les conséquences d'une destruction de la litière en profondeur.

C) Déplacement verticaux des individus.

Nos résultats concernant la migration d'une fraction du peuplement vers les niveaux inférieurs sont en accord avec ceux de VANNIER (1978) : 1 % des collemboles Isotomides, 1 % (contre 6 %) des oribates. Nous n'avons pas observé ce phénomène dans le cas où la couche inférieure est constituée de sol minéral : celui-ci fait sans doute obstacle à la progression des individus, qui appartiennent en majorité à des espèces litiécoles. Dans ce cas, l'hypothèse d'une migration ascendante, qu'on peut déduire du déficit observé par rapport aux témoins, doit être avancée avec prudence en l'absence d'éléments plus solides : l'étude d'un tel processus comportemental nécessiterait un protocole spécifique.

IV. — CONCLUSION

Notre expérimentation sur les conséquences immédiates d'un incendie de lande sur le peuplement de microarthropodes a montré que l'impact du feu sur la mortalité varie en fonction de l'intensité thermique, qui subit elle-même d'importantes fluctuations spatiales à très petite échelle. C'est pourquoi une prochaine expérimentation devra s'efforcer de contrôler cette intensité par la mise à feu de petites surfaces homogènes, en utilisant un plus grand nombre d'essais.

Nous avons également montré que le feu atteint les différentes composantes du peuplement dans des proportions équivalentes. Celui-ci constitue donc un bon indicateur thermique de l'incendie dans les premiers millimètres de litière.

Dans le cas d'une forte intensité, la grande majorité du peuplement est détruite sur place : seule une faible proportion peut migrer ensuite en profondeur. En revanche, les zones où l'intensité du feu est restée faible constituent des « îlots » quasiment intacts. La quantification de ces zones-refuges est importante dans une étude à long terme, pour comprendre la dynamique du peuplement au cours du processus de recolonisation : les espèces qui ont pu s'y maintenir seront susceptibles de prendre une part prépondérante dans ce processus et dans l'évolution de la diversité.

RÉSUMÉ

Une expérimentation de terrain est réalisée au cours d'un incendie contrôlé de printemps en lande mésophile. Des lots de 420 individus de *Carabodes willmanni* Bernini 1975 (Acariens Oribates) sont introduits dans des cellules remplies de litière homogénéisée, munies de vernis thermosensibles et placées *in situ*. Après incendie le contenu des cellules témoins et incendiées est extrait au Tullgren. Le peuplement autochtone (principalement acariens et collemboles) est alors estimé en même temps que les effectifs introduits.

Les résultats obtenus permettent d'aboutir aux conclusions suivantes :

- Les températures atteintes montrent une grande hétérogénéité (de moins de 38° C à plus de 250° C en surface).
- Les différents taxons sont affectés dans des proportions voisines (50 à 70 %). La plus grande part des variations d'effectifs s'explique par les variations dans l'intensité de l'incendie d'un essai à l'autre.
- L'épaisseur de litière n'a pas d'effet important sur l'intensité de l'incendie et la chute des effectifs.
- Une faible proportion d'individus effectue une migration descendante après le passage du feu, dans le cas d'une intensité moyenne ou forte.

La grande hétérogénéité dans l'impact du feu aboutit à la constitution « d'îlots » de peuplement intact pouvant jouer un rôle important dans la dynamique de la recolonisation du milieu.

SUMMARY

Field experiment about direct effect of a heathland prescribed fire on microarthropod community

A field experiment is carried out during a spring prescribed fire in a mesic heathland. An oribatid mite, *Carabodes willmanni*, is brought in 12 plots filled with litter and soil. These plots are painted with heat sensitive paint, and are placed in position *in situ*. After burning plots content (both burned and unburned plots) is extracted by means of Tullgren method. Other taxa which lived previously in the litter (acarid and collembola) are collected and taken into account at the same time.

The following conclusions can be drawn :

- Data concerning surface heating show high temperature range from a burned plot to another (38 - 250 °C).
- Mortality in all taxa is comparable (50 - 80%), collembola being slightly more affected. A major part of the variation in numbers is explained by fluctuations in fire intensity between plots.
- Survival after fire is not affected by depth of the litter layer.
- Few individuals show downward migration after fire.

A great deal of heterogeneity in the fire effect results in undamaged microarthropod « islets » which could play a major role during the dynamic process of recolonization.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AHLGREN (I. F.), 1974. — *The effect of fire on soil organisms*. In: Kolzowski (T. J.) & Ahlgren (C. E.) eds: *Fire and Ecosystems*. Academic Press, London, 47-72.
- ANDERSON (J. M.) & HALL (H.), 1977. — Cryptostigmata species diversity and soil habitat structure. — *Ecol. Bull.*, **25**: 473-475.
- ATHIAS (F.), JOSENS (G.) & LAVELLE (P.), 1975. — *Influence du feu de brousse annuel sur le peuplement endogé de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire)* In: Proc. 5th Int. Coll. Soil Zool., Prague 1973, 389-397.
- ATHIAS-BINCHE (F.), 1984. — *Les Acariens Uropodides*. In: *Modalités de cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après l'incendie*. Rapport non publ., 63-89.
- BACHACOU (J.), MASSON (J. P.) & MILLIER (C.), 1981. — *Manuel de programmatisation statistique AMANCE 81*. Département de Biométrie - Institut National de la Recherche Agronomique, 516 p.
- BELLIDO (A.), 1979. — *Écologie de Carabodes willmanni (Acari, Oribatida) dans les formations pionnières de la lande armoricaine*. — *Rev. Écol. Biol. Sol*, **16**: 195-218.
- BELLIDO (A.), 1983. — *Aspects de la recolonisation par les microarthropodes de landes après incendie*. In: Ph. Lebrun & coll. (eds.). *New trends in Soil Biology*. Proc. 8th Int. Coll. Soil Zool. — Louvain-la-Neuve (1982), 632-634.
- BUFFINGTON (J. D.), 1967. — Soil arthropod populations of the New Jersey pine barrens as affected by fire. — *Ann. ent. Soc. Am.*, **60**: 530-535.
- CABARET (M.), 1983. — *Éléments de caractérisation des processus évolutifs en zones agricoles, forestières et d'inculture*. Mémoire de D. E. A. Éco-éthologie-aménagement. Octobre 1983, 40 p.
- DAUBENMIRE (R.), 1968. — *Ecology of fire in grasslands*. In: Cragg (J. B.) ed.: *Advances in Ecological Research* **5**: 209-257.
- DE IZARRA (D. C.), 1977. — Les effets de l'emploi du feu sur les microarthropodes du sol dans la région semi-aride pampéenne. — *Écol. Bull.*, **25**: 357-365.
- DEBANO (L. F.) & CONRAD (C. E.), 1978. — The effect of fire on nutrients in a chaparral ecosystem. — *Ecology*, **59**: 489-497.
- FORGEARD (F.), 1987. — *Les incendies dans les landes bretonnes. Caractéristiques et conséquences sur la végétation et sur le sol*. Thèse de Doctorat ès Sciences. Université de Rennes.
- FORGEARD (F.) & FRENOT (Y.), — Suivi de quelques caractéristiques physico-chimiques d'un sol de lande à *Ulex europaeus* après un incendie de printemps. *Rev. Écol. Biol. Sol* (sous presse).
- FORGEARD (F.) & TOUFFET (J.), 1980. — La recolonisation des landes et des pelouses dans la région de Paimpont. Évolution de la végétation au cours de trois années suivant l'incendie. — *Bull. Ecol.*, **11**: 349-358.
- GILLON (D.), 1983. — *The fire problem in tropical savannas*. In: Bourlière (F.) ed.: *Ecosystems of the World 13 - Tropical Savannas* - Elsevier Sc. Publ. Co., Amsterdam, 617-641.
- GLOAGUEN (J. C.) & GAUTIER (N.), 1981. — Pattern development of the vegetation during colonization of a burnt heathland in Brittany (France). — *Vegetatio*, **46**: 167-176.

- HUHTA (V.), KARPPINEN (E.), NURMINEN (M.) & VALPAS (A.), 1976. — Effects of silvicultural practices upon Arthropod, Annelid and Nematode populations in coniferous forest soil. — *Ann. Zool. Fenn.*, **4**: 87-145.
- MALTBY (E.), 1980. — The impact of severe fire on *Calluna* moorland in the North Yorks moors. — *Bull. Ecol.*, **11**: 683-708.
- METZ (L.J.) & FARRIER (M.H.), 1973. — Prescribed burning and populations of soil mesofuna. — *Envir. Entomol.*, **2**: 433-440.
- REED (J.T.) & PASSINGHAM (L.H.), 1977. — The effect of forest litter burning on populations of the chigger *Eutrombicula alfreddugesti* (Acarina, Trombiculidae). — *J. Med. ent. Hawaii*, **14**: 134-135.
- SIEGEL (S.), 1956. — *Nonparametric statistics for the Behavioral Sciences*. International Student Edition. McGraw Hill Kogakusha LTD., 312 p.
- TRABAUD (L.), 1979. — Étude du comportement du feu dans la garrigue de chêne kermès à partir des températures et des vitesses de propagation. — *Ann. Sci. Forest.*, **36**: 13-38.
- VAN WILGEN (B.W.), LE MAITRE (D.C.) & KRUGER (F.J.), 1985. — Fire behaviour in south african fynbos (*Macchia*) vegetation and predictions from Rothermel's fire model. — *J. Appl. Ecol.*, **22**: 207-216.
- VANNIER (G.), 1978. — Étude expérimentale de l'effet immédiat du feu de litière sur les Microarthropodes d'un sol forestier. — *Bull. Mus. nat. Hist. Nat., Paris*, 3^e Ser., **42**: 51-63.
- WHITTAKER (E.), (1961). — Temperatures in heath fires. — *J. Ecol.*, **49**: 709-714.